

**Garamszegi László Zsolt**

*„Egy összetett szignalizációs mechanizmus evolúciója: a madárének lokális, regionális és globális mintázatai”*

MTA doktora címre benyújtott pályázat

**Barta Zoltán** bírálataira vonatkozó válaszok:

Hálásan köszönöm a részletes és magas tudományos igényű bírálatot, a munkásságomat illető elismerő szavakat és a dolgozatra vonatkozó konstruktív megjegyzéseket. A felmerülő kérdésekre megfogalmazott válaszaim a következők:

**A szignálok korfüggése és repetabilitása közti kapcsolat értelmezése**

Egyetértek a Bíráló megjegyzésével, miszerint a korfüggés és a repetabilitás közt észlelt kapcsolatot nem magyarázhatja az általam javasolt mechanizmus, mert az azt prediktálná, hogy a korfüggésre vonatkozó koefficiens abszolút értéke korrelál az évek között mért változékonysággal. Igaza van a Bírálónak abban is, hogy ha a korfüggés abszolút értékével vizsgáljuk meg a kapcsolatot, akkor a szignálok korfüggése és repetabilitása közti reláció megszűnik ( $r = 0.164$ ,  $N = 28$ ,  $P = 0.406$ ). Ezt a diszkrepanciát azzal tudom magyarázni, hogy a bélyegek egy része nem lineárisan változhat a kor előrehaladtával, ami azt eredményezi, hogy a bélyegek évek közti varianciája megnő (azaz a repetabilitás kicsi lesz), míg a korral mutatott korreláció nulla körüli érték marad. Gondoljunk például az öregedés (szeneszcencia) jól ismert jelenségére, melynek során a szignál kifejezettsége a nagyon idős korban csökken. Az is elképzelhető, hogy egyes bélyegek valamilyen környezeti tényezőtől vagy az egyedi optimalizációtól függően változnak évről évre. Az öregedést mutató vagy az évek között látszólag random módon változó szignálok kis repetabilitása okozhatja a korfüggés abszolút értéke és repetabilitás közti kapcsolat hiányát.

De mi magyarázza akkor a dolgozat ábráján bemutatott, a korfüggést meghatározó korrelációs együttható előjeles értékével való negatív összefüggést? A korfüggés negatív előjele arra utal, hogy a szignál olyan irányban változik a korral, hogy idősebb korban azok kevésbé lesznek vonzóak a nőstények számára, míg a pozitív együtthatóval szereplő énekváltozók attraktivitása nő az öregedés során. Az évek közötti repetabilitás számításához az egymást követő években mért egyedi szignálértékeket hasonlítottuk össze, és az így kapott korreláció – a repetabilitás mértéke – az egyedek szignál szerinti rangsorának állandóságát mutatja. Ebben a megvilágításban a bélyegek korfüggése és repetabilitása közt bemutatott negatív kapcsolat azt jelenti, hogy a korral növekvő vonzerejű szignálok úgy változnak, hogy

közben a bélyegek által definiált, egyedek közötti rangsorok változnak évről évre.

Ugyanakkor, a korral csökkenő vonzerejű szignálok által definiált rangsorok viszont stabilak maradnak az évek között. Mivel ilyen jelenségről nem találtam példát a szakirodalomban, spekulatív módon azzal tudnám megmagyarázni az eredményeket, hogy a különböző attraktivitással bíró bélyegekre más szelekciós tényezők hatnak, melyek a korfüggést, az évek közti varianciát, ill. a párválasztásban és a hímek közti versengésben betöltött szerepüket is meghatározza. A szignálok attribútumai között fennálló bonyolult kapcsolatrendszer finomabb feltérképezéséhez arra lenne szükség, hogy a páronkénti (pl. a korfüggés és repetabilitás közti) relációk értelmezésénél figyelembe vegyünk más jellemzőket is (pl. statisztikailag kontrolláljunk a kondíciófüggésre, túlélésre, vagy a hím egyéb tulajdonságaira vonatkozó információtartalomra). Sajnos a szignálattribútumok ilyen többváltozós elemzésére a füstí fecskétől rendelkezésre álló adatok – a kis mintaelemszám miatt – nem alkalmasak.

### **Miért nem korrelál az ének komplexitása és repertoármérete a tojók preferenciájával?**

A korreláció hiányát több jelenség is magyarázhatja. Egy recens tanulmányunkban (Soma és Garamszegi 2011), metaanalitikus módszerrel értékeltük több mint negyven cikk idevonatkozó eredményét. Azt találtuk, hogy annak ellenére, hogy a repertoárméret és a párbaállási siker között erős pozitív kapcsolat mutatható ki néhány modellfajnál (pl. nádírigó, seregély), számos más fajnál (így a légykapónál is) az ének komplexitása és a tojók preferenciája között nem találtak összefüggést a várt irányban. Ebből arra lehet következtetni, hogy a repertoárméret párválasztásban betöltött szerepe nem általánosítható, számos fajspecifikus tényező kihat a korreláció erősségére. Például elképzelhető, hogy a repertoárméret más kontextusban fontos (pl. a hímek közötti versengésben), vagy a tojók preferenciája egyéb bélyegekre helyeződik át. Néhány fajnál az ének másolási képessége (*song matching*) vagy a lokális dialektusok ismerete fontos a párválasztó tojók számára, míg más fajoknál az ivari szelekció a konzisztenciára vagy az előadásmódra irányul. A légykapókon végzett legújabb vizsgálatok (Garamszegi és mtsai. revízió alatt álló kézirat) szerint, a párbaállás sebességét néhány specifikus szillabus megléte vagy hiánya határozza meg. Ezek alapján, ha egy hím túl nagy repertoármérettel bír, kis valószínűséggel építi be az énekébe a tojók számára vonzó szillabusokat. Ebben az esetben a komplex ének inkább hátrányos helyzetbe hozza a virtuóz hímeket az ivari szelekció porondján.

A fenti elméletek mellett az sem kizárható, hogy a korreláció hiányát technikai okok magyarázzák. Metaanalízisünkben kimutattuk, hogy a repertoárméret és a párosodási siker közt észlelt kapcsolat erősségét sok zavaró tényező befolyásolhatja. Például a hímek kora

vagy a territórium minősége elfedheti az ok-okozati viszonyokat, mert ezek a faktorok, mind az ének minőségére, mind a párválasztás kimenetelére hathatnak. Ezért, ha e változókat figyelmen kívül hagyjuk, statisztikailag nem tudjuk a szignál és a preferencia közti valós kapcsolat erősségét megbecsülni. Egy másik technikai magyarázat a preferencia mérésére használt változó potenciális hiányosságaiában keresendő. Az örvös légykapónál a párbaállás sebességét használtuk a preferencia indikátoraként, mert feltételezhető, hogy a vonzóbb énekű hímek gyorsabban állnak párba, mint azok, amelyek a tojók szempontjából kevésbé szépen énekelnek. Tudnunk kell azonban, hogy ez az indikátorváltozó csak indirekt módon jelzi a párválasztásban betöltött sikert, így a párbaállás sebességét a tojók preferenciája mellett sok más tényező (pl. hímek közötti versengés, territórium minősége, a területen udvarló hímek száma) is befolyásolhatja. Visszajátszásos (*playback*) módszerek alkalmazásával próbálkoztunk a preferencia direkter módon történő mérésével zárt aváriumi körülmények között, de sajnos e kísérletek technikai akadályokba ütköztek (a tojók nem reagáltak a visszajátszott énekre). Így az ének párválasztásban betöltött szerepének megértéséhez továbbra is a párbaállási sebéségen alapuló korrelációs eredményekre kell hagyatkoznunk.

### **Elképzelhető-e hogy az ének komponensei a jó szülői képességet indikálják?**

Igen. A szakirodalomból jól ismert az a hipotézis, miszerint az ének a hím által vállalt szülői befektetés mértékét jelzi. Az elképzelést több vizsgálat is támogatja: az ének bizonyos komponensei és az etetési ráta között kapcsolatot tártak fel például a foltos nádiposztánál, a vörösszárnyú gulyamadárnál vagy a cigánycsuknál. Különösen az aktivitást jelző komponensek (pl. énekráta vagy előadásmód) lehetnek fontosak a folyamatban, mert a nagyobb rátával éneklő hímek nagyobb aktivitása valószínűleg az etetés során is megnyilvánul, mivel ezek a hímek általában jobb kondícióban vannak, mint ritkábban éneklő társaik. Az örvös légykapónál nem mértük az etetési aktivitást. Az immunizációs kísérletekben viszont láttuk, hogy az énekráta jó indikátora a kondíciónak (mert a lebetegített hímek kisebb rátával énekelnek, mint az egészségesebbek), így e bélyeg a későbbi szülői képességet is indikálhatja. A füstű fecskétől van etetésre vonatkozó adatunk, de az nem mutat korrelációt az énekrátával ( $r = -0.065$ ,  $N = 18$ ,  $P = 0.798$ ).

### **Mi magyarázhatja a hibás énekmásolási folyamatot?**

A kormos légykapó énekmásolása a vokális mimikri egyik példája lehet, melynek során egy madárfaj egy másik fajhoz tartozó madártól vagy akár az élő vagy élettelen környezetből származó akusztikus elemeket vesz fel és épít be saját repertoárjába. A hibás tanulásra vonatkozó mechanizmust Andrew Hindmarsh írta le először doktori dolgozatában. Az általa

javasolt elmélet szerint a komplex énekű fajoknál – ahol az egyedeknek sok különböző énekelemet (motívumokat vagy szillabusokat) kell megtanulniuk – olyan tanulási stratégiák rögzülnek az evolúció során, amely révén a hímek gyorsan növelhetik énekük komplexitását az énekelemek minőségét leíró paraméterektől (pl. frekvenciakontúr) függetlenül. Így a tanulás pontosságra vonatkozó kritériumok fellazulnak, az új hangok felvételét szabályozó szűrők szerepe lecsökken, ami – mint egy melléktermék – növeli annak az esélyét, hogy az énekbe fajidegen akusztikus elemek kerülnek. Ha az ilyen heterospecifikus elemek neutrálisak, nem hat ellenük a szelekció és hosszú távon fennmaradhatnak a fajok repertoárjában. Ez magyarázhatja a kormos légykapó énekében megjelenő szillabusokat, melyek a rokon örvös légykapótól származnak. Amennyiben a nőstény légykapók egyéb fajbélijegek alapján biztosan felismerik az éneklő hímek faji hovatartozását, néhány heterospecifikus motívum beépülése ellen nem fog hatni a szelekció.

Megjegyzendő, hogy a mimikri folyamata nem szükségszerűen tekinthető tanulási hibának, mert az egyedek így direkt módon növelhetik az énekük komplexitását, ami néhány fajnál vonzó lehet a tojók számára. A heterospecifikus énekelemek mennyisége jelezheti az egyedek tanulási vagy kognitív képességeit, ami pozitívan hathat a nőstények preferenciájára. Erre utaló adatok ismertek a seregélynél és a kék lugasépítőnél.

### **Miért nem alkalmaztam információtömörítő technikákat az ének elemzése során**

A dolgozatban a közérthetőség kedvéért csak az egyszerűbb statisztikai modelleket mutattam be, a részletesebb elemzések és az azokhoz tartozó leírások az egyes cikkekben találhatók. Ennek tükrében a disszertációban nem tértem ki külön az információtömörítő technikák alkalmazására sem, holott az örvös légykapó énekét leíró változókat valójában többnyire főkomponens analízissel kezeltem. E fajnál az énekváltozókat három tengelybe lehet tömöríteni, és ezek külön-külön jól leírják az ének aktivitását (pl. énekráta), struktúráját (énekhossz, frekvenciakontúr) és komplexitását (repertoárméret, verzatilitás). A füsti fecskénél nem volt célszerű a dimenzionalitást csökkentő módszerek alkalmazása, mert olyan tengelyeket eredményeztek, amelyek biológiailag nehezen voltak értelmezhetőek, ráadásul az adatokban megfigyelhető variancia kis hányadát magyarázták csak. Az információtömörítést a fajok közötti viszonylatban a hiányzó adatok nagy száma miatt nem alkalmaztam (a módszer ugyanis csak olyan fajt tud felhasználni a tengelyek leírásához, amelyhez minden énekváltozóra van adat).

### **Apróbb fogalmazási és nyelvi hibák**

Mivel hosszú ideje dolgozom külföldön és publikációimat, ill. pályázataimat is főként angol nyelven írom, nincs nagy gyakorlatom a magyar nyelvű szakszöveg írásában. Ezért nagy hangsúlyt fektettem arra, hogy a dolgozat nyelvtani és fogalmazásbeli szempontból megfeleljen anyanyelvünk követelményeinek. A művet több, a magyar szaknyelv szabályaiban igen járatos kollégám is átnézte, sőt a nyelvi ellenőrzésben egy nyelvész házaspár is segített. Sajnálom, hogy ennek ellenére maradtak hibák a benyújtott dolgozatban, ezekért ezúton kérem az Olvasó elnézését.